Zur thermischen Isolierung bei Vögeln

Mit 4 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

bei der Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

Rolf Prenglowitz
aus Berlin-Niederschönhausen

Tag der Promotion: 1. März 1933
Tag der mündlichen Prüfung: 23. Juli 1931

1933

Referenten: Prof. Dr. Hesse
Prof. Dr. Zimmer

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 64. Abt. f. Systematik 1933
Begründet von J. W. Spengel
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem und R. Hesse in Berlin
Verlag von Gustav Fischer in Jena

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten

Die eigenwarmen Tiere, Vögel und Säugetiere, sind durch ihre innere Heizung innerhalb bestimmter Grenzen weitgehend von dem Wechsel der Temperatur in ihrer Umgebung unabhängig. Sie vermögen ihre Innentemperatur auf nahezu gleicher Höhe zu halten, indem sie durch einen feinfunktionierenden nervösen Mechanismus die Wärmeproduktion der jeweiligen Abgabe anpassen. Andererseits ist die Aufbringung der notwendigen Energie für die Wärmeproduktion durch sparsame Wirtschaft erleichtert: Sie geben bei niedriger Umwelttemperatur nach außen möglichst wenig Wärme ab; ihr Körper ist durch schlechte Wärmeleiter entsprechend den klimatischen Verhältnissen thermisch isoliert. Die schlechten Leiter, die der thermischen Isolierung dienen, sind Hüllen von Luft und von Fett, die in der Peripherie des Körpers liegen.

Der Betrag der abgegebenen Wärme ist abhängig von dem thermischen Gefälle zwischen Körper und Umgebung und ist daher z. B. bei den Vögeln unter gleichen Verhältnissen größer als bei den Säugetieren, weil ihre Körpertemperatur um etwa 3° höher ist.

Andererseits steigt die Wärmeabgabe mit Zunahme der wärmeabgebenden Oberfläche, also der Hautoberfläche und derjenigen der Lungen. Welche wichtige Rolle die Körperoberfläche im Wärmehaushalt der eigenwarmen Tiere spielt, wurde zuerst durch Rubner's (1883) berühmte Versuche an verschieden großen Hunden gezeigt. Diese haben ergeben, daß für verschiedene Tiere von demselben Bauplan unter gleichen Verhältnissen die Wärmeabgabe (und damit die Wärmeproduktion) für die Oberflächeneinheit konstant ist, daß sie also nicht entsprechend der Masse, sondern entsprechend der Oberfläche zu- und abnimmt. K. Bergmann hat als erster darauf aufmerksam gemacht, wie wichtig es für das Verständnis des Tierbaus ist, daß ein größerer Körper im Verhältnis zu seiner Masse eine kleinere Oberfläche hat, als ein kleinerer Körper, der ihm geometrisch ähnlich ist. Eine einfache Betrachtung beweist das. Bei 3 Würfeln von der Seitenlänge von 1, 2 und 3 cm beträgt die Oberfläche 6, 24 und 54 qcm, die Massen aber 1, 8 und 27 ccm; auf 1 ccm Masse kommen also beim kleinsten Würfel 6 qcm Oberfläche, beim mittleren 3 und beim größten nur 2.

Es ist bekannt, daß die Vögel viel wirksamer thermisch isoliert sind, als die Säugetiere. Die Lufthülle, in die sie eingewickelt sind, ist viel dicker. Denn einmal faßt das Gefieder im allgemeinen mehr Luft zwischen sich, als das Haarkleid eines Säugetieres von gleicher Größe und hält sie durch flächenhafte Entwicklung der Konturfedern fester zusammen; andererseits kommt zu dieser äußeren Lufthülle noch eine innere, die durch die Luftsäcke der Lungen gegeben ist und einen erhöhten Wärmeschutz der Eingeweide bewirkt, sowie jene Luftmassen, die in den Räumen der spongiösen Schädelknochen liegen und die Wärmeabgabe des Gehirns vermindern. Dazu aber kommt noch, daß die Wärmeabgabe beim ruhenden Vogel viel mehr reduziert ist als beim ruhenden Säugetier durch die geringere Entwicklung der ausstrahlenden Oberfläche. Der Vogel hat keine durchbluteten, vom Körper abstehenden Anhänge, wie sie das Säugetier in den Ohrmuscheln und dem Schwanz besitzt. Im Vergleich zu den durchbluteten Lippen des Säugetiers, hat der Vogelschnabel eine sehr geringe Wärmeabgabe, da der Stoffwechsel der von ihm bedeckten Hautschicht sehr gering ist, vor allem Muskeln unter der Hornschicht des Schnabels ganz fehlen. Auch der Fuß des Vogels, der vom Intertarsalgelenk an meist nackt ist, enthält keine Muskeln, sondern nur Sehnen, die vom thermisch geschützten Muskel aus die Bewegungen auf die Gelenke des Fußes übertragen. Nach genauen

Messungen von Kallir unterliegen der Schnabel und die unbefiederten Beine den jeweiligen Schwankungen der Außentemperatur. Durch solche günstigen Einrichtungen kommt es, daß sich in unseren Breiten selbst kleine Vögel wie Meisen und Goldhähnchen mit ihrer verhältnismäßig großen Oberfläche ohne Nester, Höhlen oder andere Schlupfwinkel Tag und Nacht der Winterkälte aussetzen können, während das kleinste Säugetier, das dem Frost ohne solchen Schutz dauernd Trotz bietet, der Hase ist.

Wenn 2 Körper das gleiche Volumen haben, so kann doch ihre Oberfläche ganz verschieden sein; aus der gleichen Masse Plastilin, die in Kugelform ihre Mindestoberfläche hat, kann man durch Kneten und Formen Gebilde von sehr verschiedener Oberfläche machen. Für eine bestimmte Formgestaltung muß aber ein konstantes Verhältnis zwischen Oberfläche und Masse bestehen, das von den absoluten Ausmaßen der betreffenden Gestalt unabhängig ist. Hesse hat dieses Verhältnis als Oberflächenmodul bezeichnet und in folgender Weise berechnet. „Für gleichgestaltete, strenggenommen für geometrisch ähnliche Körper ist die Oberfläche (O) das Produkt aus dem Quadrat des Längenmaßes (L) und einer Konstanten (k_1), die Masse (M) das Produkt aus der dritten Potenz des gleichen Längenmaßes (L) und einer anderen Konstanten (k_2); also $O = k_1 \cdot L^2$; $M = k_2 \cdot L^3$. Daraus ergibt sich $\sqrt{O} = L\sqrt{k_1}$ und $\sqrt[3]{M} = L \cdot \sqrt[3]{k_2}$. Durch Division dieser beiden Gleichungen fällt L heraus, und es bleibt $\frac{\sqrt{O}}{\sqrt[3]{M}} = \frac{\sqrt{k_1}}{\sqrt[3]{k_2}}$, ein Ausdruck, der von den zufälligen linearen Ausmaßen unabhängig ist, also für große wie für kleine Tiere von derselben Gestalt in gleicher Weise gilt. Die rechts stehende Seite der Gleichung ist natürlich ebenso konstant wie k_1 und k_2; man kann für sie die Konstante K setzen; es ist also $K = \frac{\sqrt{O}}{\sqrt[3]{M}}$; K ist für ähnliche Gestalten gleich, für verschiedene Gestalten verschieden.“ Für die Kugel ist der Oberflächenmodul am kleinsten und beträgt 2,199, für den Würfel beträgt er 2,4495. Bei den Säugetieren liegt der Oberflächenmodul im allgemeinen zwischen 3 und 4, selten niedriger, z. B. bei den oberflächenarmen Robben (*Phoca vitulina* = 2,4736). Beim Menschen erreicht er 3,5023. Damit dürfte aber die obere Grenze noch nicht erreicht sein; für Tropentiere mit großen Ohren, langen Schwänzen

und schlanken Gliedern, z. B. *Tarsius*, ist der Oberflächenmodul wahrscheinlich noch erheblich größer.

Es ist aber bisher noch nie versucht worden, für den Vogel diese Mittel der thermischen Isolierung zahlenmäßig auszuwerten. Weder seine Oberfläche noch die Dicke der Lufthülle oder die Kapazität seiner Luftsäcke sind bisher berechnet und mit dem Wärmeschutz der Säugetiere unmittelbar in Vergleich gesetzt worden. Diese Lücke in unseren Beobachtungen soll die vorliegende Arbeit ergänzen. Es kann sich dabei freilich nur um Annäherungswerte handeln. Oberfläche und äußere Lufthülle des Vogels wechseln mit der Stellung und dem gesträubten oder angelegten Zustand seiner Federn; der Inhalt der Luftsäcke ist vom Füllungszustand abhängig. Immerhin lassen sich gewisse Durchschnittswerte ermitteln, die den Vergleich zwischen Vogel und Säugetier anschaulicher machen.

Meine Untersuchung erstreckt sich auf vier Vogelarten von verschiedener Form und verschiedener Lebensweise. Leider ließ es sich nicht ermöglichen, Arten von annähernd gleichem Körpergewicht auszuwählen und dazu etwa ein Säugetier von gleichem Gewicht zum Vergleich heranzuziehen. Das hätte die Vergleichbarkeit des ermittelten Zahlenmaterials noch wesentlich erhöht. Doch sind die Unterschiede in der Lebensweise sehr bedeutend. Die vier Arten sind: Haustaube (*Columba livia domestica* Briss.), Hausente (*Anas platyrhyncha domestica* Linn.), Haubentaucher (*Lophaetya cristata* Linn.) und Waldkauz (*Strix aluco* Linn.).

Bei jedem der vier Vögel berechnete ich die Oberfläche, einmal mit Federn und einmal ohne Federn; dann die wärmeabgebende Oberfläche, indem ich die Oberfläche der Füße und die des Schnabels von der Gesamtoberfläche des nackten Körpers subtrahierte. Die Oberfläche des Schnabels und die der Füße kommen für die gesamte Wärmeabgabe sehr wenig in Betracht, da der Schnabel und die Füße — nur mit Sehnen versehen — wenig durchblutet sind (s. oben). Ferner berechnete ich das Volumen des Vogels mit Federn und ohne Federn, das Federvolumen, Dicke der Federkeratinschicht, Luftvolumen zwischen den Federn, Luftvolumen in den Luftsäcken und in der Lunge und schließlich den Oberflächenmodul des befiederten und den des nackten Vogels. In Tabelle 1 habe ich die verschiedenen Resultate der vier von mir berechneten Vögel zusammengestellt.

Um diese Werte zu bestimmen, wandte ich folgende Methoden an. Die Oberfläche und das Volumen des Vogels läßt sich am Objekt

Tabelle 1.

Vogel	Gesamtoberfläche qcm	Oberfläche der Beine und des Schnabels qcm	Wärmeabgebende Oberfläche qcm	Volumen ccm	Gewicht g	Federgewicht g	Federvolumen ccm	Dicke der Federkeratinschicht cm	Luftvolumen in den Federn ccm	Oberflächenmodul	Luftvolumen der Luftsäcke ccm	Luftvolumen der Lunge ccm
Taube mit Federn	631,87			924	366	30	24,058	0,053	544	2,581	50,78	5,7374
Taube ohne Federn	506,76	56,8	449,96	356	336					3,173		
Ente mit Federn	2825,15			8139	2010	150	120,29	0,074	5848,7	2,642	208,165	29,032
Ente ohne Federn	1886,81	260,12	1626,69	2170	1860					3,355		
Waldkauz mit Federn	1460,58			3920	445	53	42,504	0,058	3449,5	2,424		
Waldkauz ohne Federn	807,27	74,6	732,67	428	392					3,770		
Haubentaucher mit Federn	1277,39			2069	1205	61	48,919	0,040	950	2,805	189,679	11,931
Haubentaucher ohne Federn	1421,23	184,53	1236,7	1070	1144					3,686		

Luftvolumen in den Federn		Luftvolumen in den Luftsäcken	Gesamtvolumen		Luftvolumen in den Luftsäcken	Luftmenge auf 1 qcm der unbefiederten Oberfläche		unter 1 qcm der befiederten Oberfläche
Taube	544 ccm	51 ccm = $^1/_{10}$	Taube	924 ccm	51 ccm = $^1/_{18}$	Taube	1,21 ccm	0,95 ccm
Ente	5849 ccm	208 ccm = $^1/_{30}$	Ente	8139 ccm	208 ccm = $^1/_{39}$	Ente	3,6 ccm	2,3 ccm
Taucher	950 ccm	190 ccm = $^1/_5$	Taucher	2069 ccm	190 ccm = $^1/_{11}$	Waldkauz	4,7 ccm	2,5 ccm
						Taucher	0,77 ccm	0,9 ccm

selbst nicht ermitteln, weil die Luftschicht zwischen den Federn nachgiebig ist und jeden Versuch, einen Überzug oder Abguß zu machen, ungenau werden läßt. Daher formte ich aus Plastilin oder Ton ein Modell des betreffenden Vogels; das Modell mußte genau dem von mir zu meinen Versuchen beschafften Vogel in seiner Größe entsprechen. Wenn ich z. B. die Taube modellierte, so tastete ich mit einem Zirkel die Längenmaße an der Taube, die vor mir lebend in normaler Stellung saß, ab und übertrug die Maße so auf mein Modell. Die Oberfläche würde natürlich bei einer anderen Taube einen größeren oder kleineren Wert ergeben haben, aber in Bezug auf die thermische Isolierung ist es ziemlich belanglos, welche Größe das Tier hat, es muß nur immer dasselbe Tier sein, das der Auswertung zugrunde gelegt wird. Das fertiggestellte Modell fettete ich erst mit Öl ein, dann wurde es mit Gelatine, die in einem warmen Wasserbad flüssig gemacht wurde, übergossen und zwar so, daß die ganze Oberfläche mit einer möglichst gleich starken Gelatineschicht von etwa $^1/_2$ cm bedeckt war. Wenn die Gelatine nach ein paar Stunden erkaltet war, ließ sie sich leicht loslösen und in möglichst plane Flächen schneiden. Die Flächen legte ich auf Millimeterpapier und umrandete sie sorgfältig. Das muß möglichst schnell geschehen, um ein Schrumpfen der Gelatine durch Eintrocknung zu verhindern. Der Flächeninhalt läßt sich auf verschiedenem Wege feststellen. Ich errechnete mittels eines Planimeters den Inhalt der einzelnen Flächen. Um möglichst genau zu verfahren, planimetrierte ich jede Fläche dreimal und bekam dann aus dem arithmetischen Mittel einen möglichst zutreffenden Wert für den Flächeninhalt, den ich für meine weiteren Berechnungen benutzte. Ein ungefähres Auszählen der einzelnen Figuren auf dem Millimeterpapier benutzte ich als Probe für Fehler gröberer Art, die mir eventuell unterlaufen sein könnten. Auch durch exaktes Abwägen der ausgeschnittenen einzelnen Zeichnungen läßt sich die Oberfläche berechnen, wenn man das Gewicht einer bestimmten Maßeinheit, z. B. das eines Quadratzentimeters des Zeichenpapiers kennt. Durch Addition der Flächeninhalte der aufgezeichneten Figuren erhalten wir die Gesamtoberfläche des Modells, mithin die Oberfläche des Vogels mit Federn. Das Volumen des Modells stellte ich durch Wasserverdrängung fest, indem ich den Körper in einen besonders präparierten, mit Wasser gefüllten Behälter tauchte, und die Quantität des übergelaufenen, verdrängten Wassers ausmaß. Aus diesen beiden Werten ließ sich dann der Oberflächenmodul nach der oben abgeleiteten Formel aus

dem Quotienten von $\sqrt{O}$ und $\sqrt[3]{V}$ berechnen. Die Oberfläche, das Volumen und den Oberflächenmodul des unbefiederten nackten Vogels berechnete ich auf dieselbe eben beschriebene Weise nach sorgfältiger Entfernung der Federn an dem gleichen Stück, nach dem ich das zu meinen vorhergehenden Berechnungen benutzte Modell hergestellt hatte. Bei der Oberflächen- und Volumenberechnung des nackten Vogels war es nicht nötig, erst ein Modell herzustellen, denn sowohl der Gelatineüberguß als auch die Wasserverdrängung ließen sich bequem an dem Original vornehmen, was sich bei einem ungerupften Vogel nicht durchführen ließe. Aus dem Gewicht der Federn konnte ich das Federvolumen errechnen, indem ich für das spezifische Gewicht des Keratins den Wert von 1,247 gebrauchte, den ich an dem Horn eines Nashorns (*Rhinoceros unicornis*) feststellte. An den Federn selbst läßt sich das spezifische Gewicht des Keratins nicht genügend genau ergründen. Aus der Differenz der Volumina des befiederten Vogels einerseits und der des unbefiederten und der Keratinmasse andrerseits, ergibt sich die Masse der Luft, die sich in und zwischen den Federn befindet. Wenn man sich das Federvolumen als gleichmäßig dicke Keratinschicht auf die wärmeabgebende Oberfläche des nackten Vogels aufgetragen denkt, so erhält man den in meiner Tabelle 1 als „Dicke der Federkeratinschicht" bezeichneten Wert.

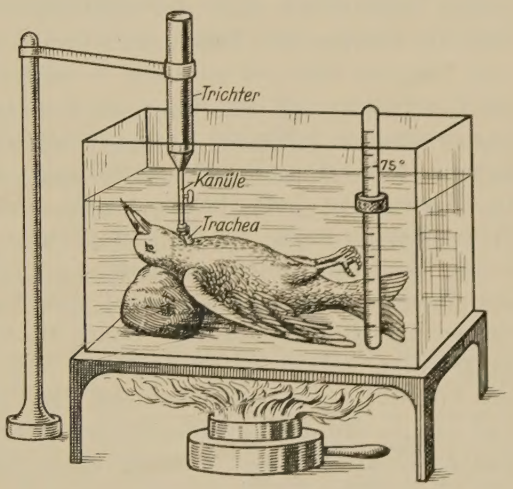

Fig. 1.

Schließlich galt es, das Volumen der inneren Lufthülle des Vogels festzustellen. Zu diesem Zwecke injizierte ich die Lungen und die daran anschließenden Luftsäcke mit Wood'schem Metall. In Fig. 1 habe ich das Verfahren skizziert. Nach dem Abtöten des Vogels wurde die Luft aus der Lunge und den Luftsäcken ausgepumpt.

Zu diesem Zweck wurde die Luftröhre (*T*) dicht unterhalb der Kehle freigelegt, durchschnitten und in sie eine mit einem Hahn versehene Kanüle (*K*) eingeführt und eingebunden. Nach dem Auspumpen der Luft verschloß ich die Trachea mittels des Hahns, so daß in den Vogelkörper keine Luft eindringen konnte. Der so präparierte Vogel wurde in schräger Stellung in ein Wasserbad gelegt und die Kanüle in der Trachea mit einem außerhalb des Wassers befindlichen Trichter (*Tr*) fest verbunden. Dann beschwerte ich den Vogel an den Flügeln und an den Schwanzfedern mit Steinen, die ein Schwimmen an der Oberfläche des Wassers verhinderten. Das Wasser, dessen Niveau genau mit dem Abstellhahn der Kanüle abschloß, erhitzte ich dann auf ungefähr 75° C, eine Temperatur, die also die Gewebe des Vogels noch nicht zerstört. Alsdann wurde in den Trichter flüssiges erhitztes Wood-Metall gefüllt, das schon bei 69° C schmilzt, und der Hahn der Kanüle geöffnet, um das Metall in den ziemlich luftleeren Körper hineinfließen zu lassen. Das Metall kommt zunächst noch nicht zum Gerinnen, da die Temperatur des im Wasserbade befindlichen Vogels über dem Schmelzpunkt des Wood-Metalls liegt. Sobald kein Metall mehr in die Luftsäcke und in die Lunge floß, wurde der Hahn abgestellt, und das warme Wasser der Wanne durch kaltes ersetzt, bis das Metall erkaltet ist, was nur wenige Minuten braucht. Durch Mazeration in verdünnter Kalilauge wird darauf das Metall von dem Fleisch und den Knochen des Vogels freigelegt und hat nun das Volumen und auch die Form der Lunge und der entsprechenden Luftsäcke. Mit Hilfe des spezifischen Gewichtes des Wood-Metalles läßt sich aus dem Gewicht der Abgüsse das Volumen der Lunge und das der Luftsäcke errechnen.

Um die von mir für die einzelnen Arten errechneten Werte richtig würdigen zu können, ist es notwendig, sie im Zusammenhang mit der Lebensweise und den Lebensbedingungen der betreffenden Vögel genauer zu beleuchten. Ich betrachte dazu der Reihe nach die Körperform, das Federkleid und die Luftsäcke.

1. Die Körperform.

Wie ich bereits anführte, nimmt der Oberflächenmodul bei der Kugel den denkbar niedrigsten Wert von 2,199 an. Je stärker bei einem Körper die Oberfläche im Verhältnis zum Volumen ausgebildet ist, um so mehr wird der Wert des Oberflächenmoduls diesen Mini-

malwert von 2,199 übertreffen. Je weniger Oberfläche auf ein bestimmtes konstantes Volumen fällt, desto mehr wird sich der Oberflächenmodul dem der Kugel nähern. Beim Vergleich zwischen einem Säugetier und einem Vogel von gleichem Volumen ist es augenscheinlich, daß der Vogel die kleinere Oberfläche besitzt und folglich auch den kleineren Oberflächenmodul. Der Oberflächenmodul der von mir zur Berechnung herangezogenen Vögel liegt auffälligerweise zwischen 2,4 und 3, während der der bisher bearbeiteten Säugetiere — den Seehund ausgenommen — zwischen 3 und 4 errechnet ist. Allerdings findet man den kleineren Oberflächenmodul zwischen 2,4 und 3 nur bei dem befiederten Vogel mit angelegten Flügeln, während der unbefiederte nackte Vogel einen Oberflächenmodul aufweist, der wie bei den Säugetieren zwischen 3 und 4 liegt.

Die angegebenen Oberflächenmoduln sind für die in Ruhe befindlichen Vögel ausgerechnet worden. Natürlich ist der Oberflächenmodul bei einem bestimmten Vogel nicht konstant, er variiert je nach der wechselnden äußeren Form des Tieres. Wenn der Vogel z. B. das Gefieder fest anlegt, oder wenn er sich aufplustert und dadurch die Luftmenge zwischen den Federn vergrößert, so ändert sich auch mit dem Hand in Hand gehenden verschiedenen Verhältnis von $\sqrt{O}$ zu $\sqrt[3]{V}$ der Oberflächenmodul. Beim Fluge ist die Oberfläche des Vogels beträchtlich größer, als im Ruhezustand. Da sich der Oberflächenmodul des fliegenden Vogels vergrößert, gibt er also auch mehr Wärme ab. Aber trotzdem erleidet der Wärmehaushalt keinen Schaden, da der größere Wärmeverbrauch durch größere Wärmeerzeugung, die ihren Ursprung häufigen Muskelkontraktionen verdankt, ausgeglichen wird. Wieder einen anderen Oberflächenmodul hat der schlafende Vogel, und zwar verkleinert der Vogel seine Oberfläche, indem er so weit wie möglich die Beine und den besonders beweglichen Kopf in das aufgeplusterte Gefieder einzieht und sich demnach gewissermaßen in einen kugelartigen Körper verwandelt. Dieser Oberflächenmodul wird kleiner sein, als der des in normalem Ruhezustand befindlichen Vogels. Die Stoffwechseltätigkeit des schlafenden Vogels wird stark reduziert und nur dadurch, daß der Vogel sich in etwaige Kugelgestalt begibt, ist er in der Lage, ein Minimum von Wärmeenergie an die Außenwelt abzugeben.

Wenn wir vom Fluge und vom Schlaf des Vogels absehen, hat er wohl in allen anderen Lebenslagen einen Oberflächenmodul, der

ungefähr für das bewegungslose, ruhende Tier gelten kann. Infolgedessen hielt ich es für angebracht, sämtliche Messungen, aus denen ich meine Zahlenwerte herleitete, an dem ruhenden Tiere auszuführen.

Ein Vergleich zwischen dem Oberflächenmodul des Waldkauzes und des Haubentauchers kann uns leicht das Wesen des Oberflächenmodulbegriffs klarmachen, wenn wir uns die beiden Volumina der Vögel in Würfelform übertragen denken, und dann die Oberflächen der Würfel mit denen der Vögel, in diesem Fall mit der des Waldkauzes und der des Haubentauchers vergleichen. Der Oberflächenmodul des Würfels (m = 2,4495) und der des Waldkauzes (m = 2,424) stimmen ungefähr überein, während der des Haubentauchers (m = 2,805) ziemlich stark von den beiden eben genannten abweicht. Die Seite eines Würfels vom Volumen des Waldkauzes betrüge a = 15,76 cm und die eines Würfels vom Haubentauchervolumen mäße a = 12,74 cm. Sowohl der Waldkauz als auch der Haubentaucher hätten jetzt den gleichen Oberflächenmodul, nämlich den des Würfels oder des Waldkauzes selber. Zu den beiden Würfeln gehört einmal eine Oberfläche von 1492 qcm (a = 15,76 cm) und ein anderes Mal von 974 qcm (a = 12,74 cm). Die Oberfläche des Waldkauzes (O = 1461 qcm) stimmt mit der des dazu gehörigen Würfels (O = 1492 qcm) ungefähr überein. Dagegen ergeben die Oberfläche des Haubentauchers (O = 1277 qcm) und die des ihm gleichgroßen Würfels (O = 974 qcm) eine Differenz von über 300 qcm. Man vergleiche die gedrungene, plumpe Gestalt des Waldkauzes mit der schlanken, langgestreckten Form des Haubentauchers. Ich habe absichtlich dieses Würfelbeispiel angeführt, weil mir der Kubus als ein geometrisch regelmäßiger Körper den Vergleich anschaulich macht.

Genauer kann man die Oberfläche eines gegeben Körpers, dessen Volumen und Oberflächenmodul bekannt ist, nach folgender Formel ausrechnen:

$$O = (m \cdot \sqrt[3]{V})^2,$$

wobei mit O die zu suchende Oberfläche, mit m der Oberflächenmodul und mit V das Volumen gemeint ist.

$$\sqrt{O}/\sqrt[3]{V} = m;\ \sqrt{O} = m \cdot \sqrt[3]{V};\ \text{folglich}\ O = (m \cdot \sqrt[3]{V})^2.$$

Nach dieser Formel hätten in der Gestalt des Waldkauzes (O = 1460,58 qcm):

Die Taube = 557,3 qcm, also 74,5 qcm weniger, d. i. 11,7 %
die Ente = 2377 „ „ 448,1 „ „ „ „ 15,5 „
der Haubentaucher = 953,9 „ „ 323,5 „ „ „ „ 25,3 „ Oberfläche.

In der Form der Taube mit 631,87 qcm Oberfläche betrüge die Oberfläche

des Waldkauzes = 1655,9 qcm, also 195,4 qcm mehr, d. i. 13,4 %
des Haubentauchers = 1081,5 „ „ 195,8 „ weniger, „ „ 15,3 „
der Ente = 2695 „ „ 130,1 „ „ „ „ 4,6 „.

In Entengestalt (O = 2825,15 qcm) würden sich ergeben als Oberfläche für

den Waldkauz = 1735,9 qcm, also 275,3 qcm mehr, d. i. 18,8 %
den Haubentaucher = 1133,7 „ „ 143,6 „ weniger, d. i. 11,2 %
die Taube = 662,4 „ „ 30,5 „ mehr, d. i. 4,8 %.

Mit dem Oberflächenmodul des Haubentauchers (O = 1277,39 qcm) schließlich beträgt die Oberfläche für

den Waldkauz = 1955,5 qcm, also 678,5 qcm mehr, d. i. 46,5 %
die Taube = 746,4 „ „ 114,5 „ „ „ „ 18,1 „
die Ente = 3181,5 „ „ 356,4 „ „ „ „ 12,6 „.

Ich glaube, daß man aus diesen Zahlenverhältnissen am deutlichsten ersehen kann, was das Wesen des Oberflächenmodulbegriffs ausmacht.

Die bis jetzt beschriebenen Werte bezogen sich nur auf die mit Federn versehenen Vögel. Der Oberflächenmodul lag zwischen 2,4 und 3. Ein ganz anderes Bild bietet sich uns, wenn wir die gleichen Berechnungen an denselben Vögeln nach Entfernung der Federn anstellen. Natürlich ändern sich beim nackten Vogel sowohl die Oberfläche als auch das Volumen gegenüber dem befiederten Vogel. Aber nicht im gleichen Verhältnis. Es wird nämlich die Oberfläche im Verhältnis zum Volumen größer, was sich uns in einem größeren Oberflächenmodul kundtut. Durch das Federkleid werden namentlich die Vorderextremitäten, die Flügel, ganz, und die Hinterextremitäten, die Beine, zum großen Teil bedeckt, so daß die Form des befiederten Vogels abgerundeter ist. Infolgedessen erreicht der Oberflächenmodul der nackten Körper einen weitaus höheren Wert. Diese Oberflächenmoduln betragen bei der Taube 3,173, bei der Ente 3,355, bei dem Haubentaucher 3,686 und bei dem Waldkauz sogar 3,770.

Wenn wir uns die zu 100 ccm Volumen gehörende Oberfläche bei den Vögeln mit und ohne Federn ausrechnen, ergeben sie folgende Werte:

Es gehören zu 100 ccm Volumen

bei der befiederten Taube = 68 qcm, bei der nackten Taube = 142 qcm = 2,1 × soviel;
„ „ „ Ente = 35 „ „ „ „ Ente = 87 „ = 2,5 „ „ „ „;
beim befiederten Haubentaucher = 61 qcm, beim nackten Haubentaucher = 133 qcm
= 2,18 × soviel,
beim befiederten Waldkauz = 37 „ „ „ Waldkauz = 189 „
= 5 × soviel

Oberfläche. Hätten die befiederten Vögel denselben hohen Oberflächenmodul wie die nackten, so würden bei den ersteren auf 100 ccm Volumen entsprechend mehr Oberfläche fallen. Wie sich das Federkleid in Bezug auf die Verkleinerung des Oberflächenmoduls beim befiederten Vogel gegenüber dem nackten günstig bemerkbar macht, können wir an dem Haubentaucher z.B. klar beobachten. Das Volumen des befiederten Haubentauchers ist ungefähr doppelt so groß, wie das des nackten; ungefähr 50% des Gesamtvolumens fallen auf die Luftschicht zwischen dem Gefieder. Zu 100 ccm Volumen des nackten Haubentauchers gehören 133 qcm und zu 200 ccm Volumen des befiederten Haubentauchers 122 qcm Oberfläche. Da von diesen 200 ccm Volumen die Hälfte der Luftschicht angehören, fallen also auf den nackten Vogel infolge des Federkleides auf 100 ccm nur noch 61 qcm gegen 133 qcm Oberfläche. In diesem Falle wird also die Oberfläche des nackten Vogels durch das Federkleid gewissermaßen auf die Hälfte reduziert.

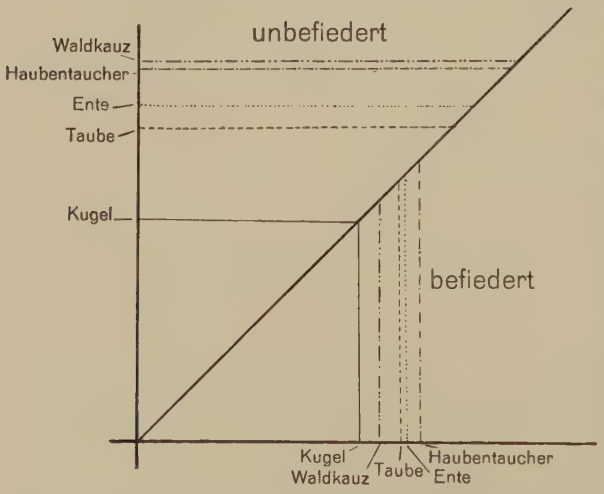

Fig. 2. Vergleich der Oberflächenmoduln zwischen den befiederten und unbefiederten Vögeln: Taube - - - - -. Ente · · · ·. Waldkauz —··—··. Haubentaucher —·—· und dem der Kugel .

Bei den anderen drei Vögeln wird sich die Verminderung der Wärmeabgabe noch mehr bemerkbar machen, da bei ihnen, vor allem bei dem Waldkauz, die Federschicht noch weitgehender ausgeprägt und der Unterschied im Oberflächenmodul zwischen dem befiederten und unbefiederten Vogel noch größer ist.

In Fig. 2 habe ich den Unterschied zwischen dem Oberflächenmodul der befiederten Vögel einerseits und der dazu gehörigen unbefiederten Vögel andererseits graphisch darstellt.

2. Das Federkleid.

Der zweite Punkt, der bei dem Wärmehaushalt der Vögel wohl den wichtigsten Faktor darstellt, finden wir nun, wie schon des öfteren angedeutet, in der durch das Federkleid an der Oberfläche des nackten Tieres festgehaltenen Lufthülle.

Aus dem Gewicht der Federn kann man mit Hilfe des spezifischen Gewichts das Volumen des Keratins, aus dem die Federn bestehen, feststellen. Wenn wir uns die Hornmasse der Federn bei den vier Vögeln auf die wärmeabgebende Oberfläche aufgetragen denken, so würde diese Schicht durchschnittlich eine Mächtigkeit von ungefähr $^1/_2$ mm betragen, bei der Taube 0,053 cm, bei der Ente 0,074 cm, bei dem Waldkauz 0,058 cm und bei dem Haubentaucher 0,039 cm. Damit ist aber noch nicht gesagt, daß auch die Menge des Luftvolumens, die zwischen den Federn sitzt, bei den verschiedenen Vögeln in demselben Verhältnis vorhanden ist; denn die Federmasse ist bei den einzelnen Vögeln ganz ungleichmäßig verteilt. Hat doch der Waldkauz ein viel feineres, umfangreicheres Gefieder als z. B. die Taube.

Die Luftmenge macht bei dem Waldkauz 88 %, bei der Ente 72 %, bei der Taube 59 % und bei dem Haubentaucher 46 % des Gesamtvolumens aus. Denkt man diese Lufthülle als gleichmäßige Schicht auf der wärmeabgebenden Oberfläche verteilt, so würde über 1 qcm Oberfläche des unbefiederten Vogels beim Waldkauz 4,7 ccm, bei der Ente von 3,6 ccm, bei der Taube 1,2 ccm und bei dem Haubentaucher von 0,8 ccm liegen, oder unter 1 qcm der Gefiederoberfläche 2,5, 2,3, 0,95 und 0,9 ccm.

Die Bedeutung dieser Verhältnisse wird am deutlichsten bei den Extremen. Der Haubentaucher besitzt in seiner dünnen Lufthülle den geringsten Wärmeschutz. Das ist auffällig, weil er doch im Wasser mit einem viel besser leitenden Medium in Berührung kommt, als die Luft es ist, und das nicht bloß auf der Bauchseite, sondern bei seinem häufigen und langdauernden Tauchen auf der ganzen Körperoberfläche. Aber beim Tauchen würde er durch den Auftrieb behindert werden, den ein reicher Luftgehalt mit sich bringt

Der Vogel ergänzt aber den durch die Luft gegebenen Wärmeschutz durch das reich entwickelte Polster von Unterhautfett — das ja bei Wassersäugern den einzigen Wärmeschutz bildet. Die Ente dagegen mit ihrem reichen Luftvorrat kann nur schwer tauchen; sie bleibt gewöhnlich mit ihrem Bürzel außerhalb des Wassers, wenn sie gründelt; aber sie ist durch ihre dicke Luftschicht thermisch vorzüglich isoliert, besonders von der Bauchseite her. Wie wirksam immerhin das Federkleid des Haubentauchers für die Herabsetzung der Oberfläche ist, sieht man daraus, daß der gerupfte Haubentaucher trotz geringeren Volumens eine absolut größere Oberfläche (1421 gegen 1277 qcm) hat mit seinen abgehobenen Flügeln und getrennten Beinen als der befiederte Vogel, bei dem die Flügel anliegen und die Beine im Gefieder drinstecken.

Das andere Extrem stellt der Waldkauz dar; er besitzt die dickste Lufthülle, 4,7 ccm über 1 qcm des unbefiederten Vogels, gegenüber 0,77 ccm beim Taucher, also das Sechsfache. Das Volumen des gefiederten Vogels beträgt hier mehr als das Neunfache von dem des unbefiederten. Das bedeutet eine sehr verminderte Wärmeabgabe, oder mit anderen Worten eine sehr große Ersparnis an Stoffwechselenergie. Das gibt uns vielleicht eine Erklärung dafür, daß das Herz des Waldkauzes so auffällig klein ist; denn das Herz als Triebwerk für den Stoffwechselvermittler Blut ist damit ja zu einem Maßstab für die Intensität des Stoffwechsels geworden. Hesse schreibt darüber (1921, S. 348): „In der Reihe der Eulen fällt *Syrnium aluco* dadurch auf, daß es seinem Herzgewicht nach dem Uhu viel näher kommt, als das nach dem Körpergewicht zu erwarten wäre, mit anderen Worten, daß sein Herzgewicht verhältnismäßig niedrig ist. Dazu stimmt die Schilderung, die Brehm (Tierleben 1. Aufl., 1866, Vol. 3, p. 618) von ihm gibt: ‚Der Waldkauz ist einer der langsamsten und lichtscheuesten Vögel, die wir kennen. Naumann nennt ihn ein trotziges, schlafsüchtiges, trübsinniges und einfältiges Geschöpf . . . Jede seiner Bewegungen ist plump und langsam. Der Flug ist zwar leicht, aber schwankend und keineswegs schnell.‘“ Ein ♀ Waldkauz von 320 g Gewicht hat ein relatives Herzgewicht von nur 5,15 ‰ gegenüber den ♀♀ der Waldohreule *Asio otus*, die bei einem Durchschnittsgewicht von 322 g ein Herzverhältnis von 7,73 ‰ zeigen (Hesse 1921, p. 293 f.)[1]).

1) Ähnlich erklärt sich vielleicht das niedere Herzgewicht des Haselhuhns (*Bonasia bonasia* L.), das im Durchschnitt von 2 ♂ Stücken auf 455 g Körpergewicht 1,57 g Herzgewicht zeigt, also 3,44 ‰, während *Tetrao urogallus* L., ♂,

3. Die Luftsäcke.

Der dritte Faktor, der zur thermischen Isolierung der Vögel beiträgt, ist durch die Luftsäcke gegeben. Die Luftsäcke sind nach verschiedenen Richtungen von weitgehender Bedeutung für den Vogel (vgl. F. E. Schulze, 1910). Für seinen Wärmehaushalt sind sie wichtige Isolatoren, und ihre Bedeutung besteht darin, die vegetativen Organe, besonders den Darm, aber auch das Herz, vor zu großem Temperaturwechsel zu bewahren. Bei der enormen Stoffwechseltätigkeit, die notwendig ist, um die Körpertemperatur des Tieres auf 40° C zu erhalten, müssen also diese Hauptorgane besonders isoliert werden. Die dünnen Wandungen der Luftsäcke sind äußerst arm an Blutgefäßen, da sie hauptsächlich aus fibrillärem Bindegewebe bestehen. Auch dadurch wird die Isolationsmöglichkeit erhöht.

Bei meinen Versuchen habe ich an den einzelnen Vögeln die äußerste Kapazität an Luft in den gesamten Luftsäcken zahlenmäßig ergründet. Leider sind mehrere Injektionen, die ich beim Waldkauz vornahm, mißlungen, da die zarten Gewebe regelmäßig durch das Wood'sche Metall zerrissen wurden und das Metall durch die Kloake nach außen gelangte. Die gleichen Versuche an einem Steinkauz (*Athene noctua* Scop.) und an einer Sumpfohreule (*Asio accipitrinus* Pall.) hatten ebenfalls ein negatives Ergebnis. Bei den Eulen muß man die Luftmenge ihrer Luftsäcke anscheinend auf anderem Wege feststellen.

Die drei gelungenen Injektionen haben folgende Werte ergeben. Das Luftvolumen aller Luftsäcke beträgt bei der Taube 50,78 ccm, bei der Ente 208,17 ccm und bei dem Haubentaucher 189,68 ccm. Diese innere Lufthülle macht bei der Taube 12,48 %, bei der Ente 8,75 % und bei dem Haubentaucher 15,58 % des nackten Körpervolumens aus.

Diesmal habe ich als Volumen des nackten Vogels einen Wert angenommen, der aus der Summe der Rauminhalte des nackten toten Vogels (wie in Tab. I nach S. 133) und seiner Luftsäcke besteht, weil sonst das Verhältnis zwischen dem nackten lebenden Vogel und dem Inhalt seiner Luftsäcke durch diese prozentuale Auswertung zu einem zu ungenauen Resultat geführt hätte; denn beim

bei etwa 4500 g Körgergewicht 9,09‰, *Lyrurus tetrix* L. ♂ bei 1300 g Körpergewicht, 10,96‰ und *Perdix perdix* L. bei 341 g Körpergewicht 6,89‰ Herzverhältnis hat. Auch das Haselhuhn hat ein sehr weites Federkleid, also eine dicke Lufthülle und somit erhebliche Stoffwechselersparnis.

toten Vogel weicht ziemlich alle Luft aus dem Körper. Wäre doch der Oberflächenmodul des nackten lebenden Vogels auch ein, wenn auch nur unbedeutend geringerer, als ich ihn am toten Körper (s. Tab. I nach S. 133) festgestellt habe.

Dieses prozentuale Verhältnis der Luft in den Luftsäcken gegenüber dem Ausmaß des nackten lebenden Vogels kann man sich plastisch vorstellen, wenn man sich das Volumen des nackten lebenden Vogels mit seiner inneren Luftmenge der Luftsäcke in eine Hohlkugel verwandelt denkt, wobei also der Hohlraum der Kugel dem Rauminhalt der Luftsäcke gleicht.

Die Hohlkugel von dem Volumen hätte eine Kugelmanteldicke und einen Hohlraumdurchmesser

bei der Taube von	2,3 cm	4,6 cm
bei der Ente	4,6 cm	7,4 cm
bei dem Taucher	3,1 cm	7,1 cm.

In Fig. 3 habe ich diesen Vergleich bildlich dargestellt.

Die thermische Isolierung durch Luftsäcke ist also bei den drei Vogelarten nicht gleichwertig; vielmehr ist sie beim Haubentaucher viel wirksamer als bei der Taube und vor allem als bei der Ente. Der Vergleich zwischen den beiden Schwimmvögeln ist besonders interessant. Beim Schwimmen kommt die Bauchseite des Vogels in dauernde Berührung mit dem Wasser; dieses aber leitet die Wärme besser als Luft, und hat, bei Tag wenigstens, meist geringere Temperatur: das Temperaturgefälle ist also auf dieser Körperseite größer. So sind also auf der Bauchseite die Bedingungen für Temperaturabgabe günstiger als auf der übrigen Körperoberfläche. Die Ente hat von den vier untersuchten Vogelarten im Gefieder die größte Luftmenge, ist also am besten gegen Wärmeverlust geschützt, kann aber deshalb auch nur mit größter Anstrengung tauchen. Das anliegende Gefieder des Haubentauchers aber umschließt verhältnismäßig wenig Luft der Wärmeschutz der Eingeweide wird hier, außer durch das Fettpolster, durch reichere Füllung der Luftsäcke wirksam ergänzt. Die Luft aber unterliegt der Druckwirkung der Bauchmuskulatur und kann daher beim Tauchen auf ein kleineres Volumen reduziert werden, so daß der Auftrieb vermindert wird, was bei der Luft zwischen dem Gefieder nicht möglich ist.

Ich habe den Wood-Metallausguß der Luftsäcke einer Taube photographiert und gebe das Bild in Fig. 4a u. b (S. 146) wieder.

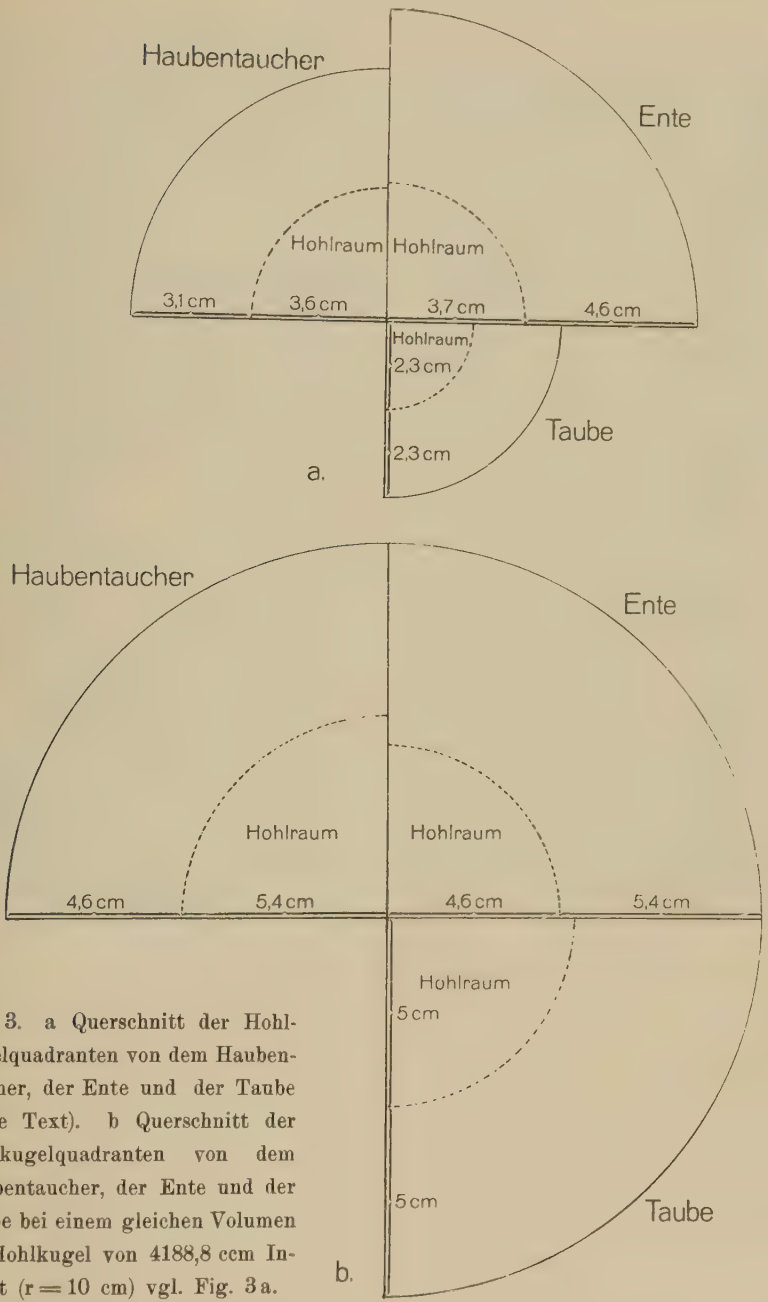

Fig. 3. a Querschnitt der Hohlkugelquadranten von dem Haubentaucher, der Ente und der Taube (siehe Text). b Querschnitt der Hohlkugelquadranten von dem Haubentaucher, der Ente und der Taube bei einem gleichen Volumen der Hohlkugel von 4188,8 ccm Inhalt ($r = 10$ cm) vgl. Fig. 3 a.

a b

Fig. 4. Luftsäcke der Taube, mit Woop'schem Metall injiziert. a) Von der Dorsalseite. b) Von rechts.

Schließlich führe ich noch die Werte für ein von mir untersuchtes Kaninchen an:

Oberfläche des nackten Kaninchens	=	1560,57 qcm
Volumen	=	1644 ccm
Oberflächenmodul	=	3,3471
Gewicht	=	1518 g.

Der Oberflächenmodul des behaarten Kaninchens würde sich nur wenig geringer ergeben als der des nackten, da die Behaarung auf die Gestalt des nackten Kaninchens kaum Einfluß ausübt. Der Wert dieses Oberflächenmoduls entspricht den bereits erwähnten Werten für andere Säugetiere.

Zusammenfassung.

In der vorliegenden Arbeit habe ich an den vier Vögeln — Taube, Ente, Waldkauz und Haubentaucher —, die vier verschiedenen Gruppen der Vögel angehören, die thermische Isolierung untersucht.

Wir haben gesehen, daß

1. die thermische Isolierung bei den untersuchten Vögeln und damit bei den Vögeln offenbar überhaupt, wie z. B. die Werte für den Oberflächenmodul zeigen, bedeutend vollkommener ist, als bei den Säugetieren,

2. unter den Vögeln im einzelnen Unterschiede in der thermischen Isolierung auftreten, die wahrscheinlich durch verschiedene Lebensweise (Ernährung, physikalische Beschaffenheit des Lebensraumes usw.) bedingt sind.

Es sei mir gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Richard Hesse, dem Direktor des Zoologischen Instituts der Universität Berlin, in dem die vorliegende Arbeit ausgeführt wurde, meinen ergebensten Dank auszusprechen für die Anregung und Anleitung, die er mir bei meiner Arbeit zuteil werden ließ.

Ebenfalls sage ich meinen herzlichsten Dank Herrn Geheimrat Professor Dr. Ludwig Heck, dem Direktor des Zoologischen Gartens zu Berlin, und Herrn Karl Bugow, dem Fischereiverwalter der Landesanstalt für Fischerei, Jägerhof, für die Überlassung bzw. Beschaffung von Vogelmaterial.

Besonderen Dank schulde ich den Herren vom Museum für Naturkunde, Herrn Oberinspektor Lemm, Herrn Oberpräparator Kestner, Herrn Oberpräparator Schröder für ihre Anleitung zum Modellieren und ihre Unterstützung beim Anfertigen der Modelle und Abgüsse und Herrn Oberpräparator Baroke vom Zoologischen Institut, der mir beim Injizieren der Luftsäcke mit Wood-Metall behilflich war.

Literaturverzeichnis.

Brehm, A. E., 1915, Vögel, in: Tierleben, 4. Aufl.

Doederlein, L., 1921, Betrachtungen über die Entwicklung der Nahrungsaufnahme bei Wirbeltieren, in: Zoologica, Heft 71 (Vol. 27, 4. Lief.) Stuttgart.

Hesse, R., 1921, Das Herzgewicht der Wirbeltiere, in: Zool. Jahrb., Vol. 38 (Physiol.), p. 243—364.

—, 1924, Tiergeographie auf ökologischer Grundlage, Jena.

—, 1928, Die Ohrmuscheln des Elefanten als Wärmeregulator, in: Ztschr. wiss. Zool. Vol. 132, p. 314—328.

Kallir, E., 1931, Temperaturtopographie einiger Vögel, in: Ztschr. vergl. Physiol., Vol. 13, p. 231—248.

Rubner, M., 1883, Über den Einfluß der Körpergröße auf Stoff- und Kraftwechsel, in: Ztschr. Biol., Vol. 19, p. 535—562.

Schulze, F. E., 1910, Über die Luftsäcke der Vögel, in: Verhandl. VIII. Internat. Zool.-Kongr., Graz, p. 446—482.

Lippert & Co. G.m.b.H., Naumburg (Saale)
Printed in Germany.

Lebenslauf.

Am 30./7. 1906 wurde ich, Rolf Prenglowitz, als Sohn des Obersteuersekretärs Hugo Prenglowitz in Berlin geboren. Von Ostern 1913 bis Ostern 1924 besuchte ich das Realgymnasium zu Berlin-Niederschönhausen, das ich am 3./3. 1924 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Am 1./5. desselben Jahres wurde ich bei der philosophischen Fakultät der Thüringischen Landesuniversität Jena immatrikuliert, um mich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Nach Ablauf von zwei Semestern bezog ich die Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin, um nach weiteren drei Semestern, und zwar am 5./5. 1927 ein Semester die Preußische Universität Greifswald zu besuchen. Schließlich kehrte ich am 23./11. 1927 wieder zur Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin zurück und begann am 1./5. 1928 mit der Anfertigung meiner Dissertation unter Leitung des Herrn Professor Dr. Richard Hesse im Zoologischen Institut. Ich besuchte die Vorlesungen und Übungen der Herren Professoren und Dozenten:

Buder, Deegener, Dessoir, Diels, Gutbier, Herter, Hesse, Hüttig, Kniep, Köhler, Maier, Marcus, Matthes, Penck, Plate, Pompecki, Renner, Slotty, Solger, Stumpf, Wien und Zimmer.